解密荔枝開花機制

張仁育[1,*]、邱亭瑋[2]

1 農業部農業試驗所農業化學組 副研究員
2 農業部花卉創新園區研究發展中心研究發展科 助理研究員
*聯繫人 e-mail: jychang@tari.gov.tw

荔枝為典型受低溫調控開花的亞熱帶果樹，其馴化歷史與不同熟期品種的形成，反映了遺傳背景與環境適應之間的密切關聯。既有研究指出，荔枝開花仰賴冬季低溫訊息，且枝梢成熟程度與涼溫累積共同決定花穗形成的成敗。在分子層次上，成熟葉片中的 *LcFT1* 為低溫誘導成花的關鍵因子，其啓動子序列變異與 *LcSVP9* 的抑制作用，可解釋早、晚花品種對低溫敏感度的差異。*LcFT1* 進一步透過如 *LcSOC1*、*LcLFY* 與 *LcAP1-2* 促進莖頂分生組織的成花轉換。而頂芽休眠則受 *LcSVP2*、*LcSMOS1* 引導的失水調控機制所維持。植物荷爾蒙亦參與其中：離層酸與乙烯參與芽體休眠調節，而細胞分裂素則可促進花芽分化，並影響荔枝的年際表現。最後，基於機器學習與成花誘導區間的研究顯示，溫度仍是決定荔枝開花的核心環境因子，而相關涼溫累積模擬結果可作為氣候變遷影響評估與栽培管理決策的重要依據。

關鍵字：涼溫需求、*LcFT1*、成花誘導、植物荷爾蒙、植物生長調節劑

引言

荔枝起源於中國南方，已被人類栽培利用數千年，迄今該果樹生產已遍布世界 20 國以上(Zhao et al., 2020)。2022 年中國華南農業大學等研究團隊從基因體層面的探索揭示了荔枝的馴化歷史，也爲當代荔枝開花生理提供重要的線索：研究團隊推測，荔枝可能起源於雲南地區，並隨水路傳播到兩廣地區與海南島；經歷了兩次獨立的馴化事件，分別建構出我們現在所認知的極早熟品種（獨立馴化自雲南野生族群）與晚熟品種（獨立馴化自海南野生族群），以及雜交培育而活躍於市場的商業品種(Hu et al., 2022)。儘管存在開花時間的差異，荔枝在開花調控機制的保守性，讓其生產區域侷限於亞熱帶地區周邊：因爲荔枝開花需要感受來自冬季低溫的環境訊息(Huang and Chen, 2014)。

荔枝開花需要涼溫誘導與成熟枝梢

1959 年邁阿密大學 Mustard 與 Lynch 觀察到抽梢的時間與荔枝是否成功形成花穗有關聯(Mustard and Lynch, 1959)；而後，1966 年夏威夷大學的 Nakata 與 Watanabe 以冷房試驗證實低溫是誘導荔枝開花的關鍵因子(Nakata and Watanabe, 1966)，自此荔枝開花的研究逐漸建立「荔枝成功抽穗開花仰賴枝梢適時成熟以感受充足低溫」的基調(O'Hare, 2002)。接下來的問題是，滿足花芽分化的溫度門檻、以及需要誘導的時間週期是多久呢？Menzel 與 Simpson (1995) 提出高於 20°C的氣溫將使荔枝開花率下降的實證；而'Wai Chee' 品種若在 15°C誘導環境中，經歷 4 週以上的涼溫誘導便能開花，但 Batten 與 McConchie (1995)研究顯示，在不同品種之間仍存在發育差異。

涼溫與成熟枝梢的分子調控

當前研究，我們已然知曉溫度門檻與涼溫需求隨遺傳系統而異，特別是來自 *FLOWERING LOCUS T* (*FT*)同源基因 *LcFT1* 的啓動子(promoter)調控：涼溫誘導可以使成熟葉片中 *LcFT1* 大量表現(Ding et al., 2015; Zhang et al., 2017)，不同品種的 *LcFT1* 啓動子存在序列差異，早熟品種的啓動子帶有特定的順式作用元件 (cis-acting elements)，使其對涼溫較爲敏感；相對地，晚熟品種的啓動子對涼溫較不敏感，因此需要更長時間的低溫累積(Ding et al., 2015)。其中關鍵的變異點位爲啓動子上游-1437 的單核苷酸多樣性(single nucleotide polymorphism, SNP)，在極早花遺傳系中該點位爲 G、而晚花遺傳系中則爲 A，荔枝中開花抑制基因 *SHORT VEGETATIVE PHASE* (*SVP*) 的同源基因產物 *LcSVP9* 可結合到 A-type 基因型的啓動子進而抑制 *LcFT1* 表現，而在 G-type 中則不然；當低溫來臨時，*LcSVP9* 的表現也會隨之下降而解除對 *LcFT1* 的抑制(Huang et al., 2024)，這些證據說明了低溫門檻與累積需求實則深受分子層面的調控影響，並且印證了荔枝源自 2 大遺傳系統的基因體分析結果。*FT* 基因的蛋白質產物具有可移動性，其被視爲開花素(florigen)的主要成分，成爲被子植物演化、適應與馴化的關鍵(Pin and Nilsson, 2012)。前面提及低溫環境下，成熟葉片 *LcFT1* 表現是成花轉換的重要一步；而成熟葉片是感應涼溫的器官，即使涼溫充足，缺乏葉片的荔枝植株仍無法形成花芽(Ying et al., 2004)。*LcFT1* 移動至莖頂後，推測能促進另一個成花累積因子(floral integrator) *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1* 同源基因 *LcSOC1* 表現：值得注意的是 *LcSOC1* 的表現量亦隨早、晚花品種而有不同表現敏感度，早熟品種對低溫的誘導更爲敏感(Shi et al., 2024)。*LcSOC1* 亦可調控下游 *LEAFY* 同源基因 *LcLFY* 表現(Shi et al., 2024)，後者進一步

調控包含 *APETALA1* 同源基因 *LcAP1-2* 在內的下游要角，使莖頂分生組織被賦予成花特性，進而發育成花穗與花芽 (Ding et al., 2018; Gui et al., 2025)。

在頂芽，另一套 *SVP* 調節模組則控制著芽體進入休眠狀態。*LcSVP2* 在頂芽抑制另一個可促進開花的 *FT* 同源基因 *LcFT2* 表現(Ma et al., 2024)，並與 AP2 轉錄因子(AP2 transcription factor)的 *SMALL ORGAN SIZE1* 基因產物 LcSMOS1 結合促進 *LcRAP2.4* 表現進而活化芽體水通道蛋白（如 *LcPIP1;4* 與 *LcPIP1;4a*）表現，而使芽體失水而維持休眠狀態(Ma et al., 2024; Tian et al., 2025)。當環境涼溫到來時，*LcSVP2* 的表現下降而解鎖頂芽的發育(Hu et al., 2018)。涼溫對荔枝成花的調控亦可能涉及表觀遺傳機制。Pan et al. (2025)以 H3K27me3 抑制劑 GSK343 處理冬季低溫誘導中的荔枝，結果顯示 *LcTPS1* 與 *FRIGIDA* 同源基因 *LcFRI* 位點的 H3K27me3 沉積下降，並伴隨其表現上升；葉片中 *LcFT1* 表現量則下降，顯現成花延遲及開花率降低。

植物荷爾蒙也參與荔枝成花調控

植物荷爾蒙在荔枝成花發育轉換中也具有重要的角色。離層酸(Abscisic Acid, ABA)在休止狀態的芽體中具有相對較高的濃度，並透過促進 *LcSVP2* 與 *LcSMOS1* 表現使芽體維持休止(Ma et al., 2024)。乙烯(ethylene)雖然有類似前述 ABA 的調節機制，但實則更爲複雜。1978 年黃與翁對以 480 ppm 益收生長素(ethrel)浸漬處理冬季萌發的荔枝新梢均改善了「黑葉」與「高雄早生」的花穗萌發率。益收生長素的有效成分 ethephon 被植物體吸收以後在鹼性環境中快速分解並釋放出乙烯(Domir and Foy, 1978)。迄今，在荔枝控梢過程施用益收生長素控制冬梢萌發已成爲荔枝生產的常見操作(Papademetriou and Dent, 2002)。當荔枝植株噴施益收生長素後，頂芽的乙烯訊號傳遞轉錄因子 *LcEIN3* 快速地反應並大量表現，並使 *LcSV2* 表現略微增加(Cronje et al., 2022)。然而與 ABA 不同的是，即使同樣促進 *LcSV2* 與 *LcSMOS1* 的調控，在對「妃子笑」(‘Feizixiao’) 休眠芽施以 ABA 與乙烯複合處理後 *LcRAP2.4* 與 *LcPIP1;4* 表現量均較單獨使用 ABA 處理下降，推測乙烯在芽體休眠與脫水途徑中同時扮演促進跟拮抗的調節角色(Tian et al., 2025)。

另一個與荔枝成花調控相關的荷爾蒙是細胞分裂素(cytokinins, CKs)。1985 年 Chen 與 Ku 在嘉義農業試驗分所「黑葉」荔枝中進行 200 mg/L 益收生長素及 200 mg/L 激動素(kinetin)(於益收生長素施用後 20 天處理)複因子試驗觀察到兩種處理均能促進開花，且複合處理的促進效果更佳(Chen and Ku, 1988)。進一步研究指出「黑葉」荔枝花芽誘導發育過程中，導管與芽體 CKs 濃度提高(Chen, 1990, 1991)，而在芽體中外加 5μL 1M 醋酸（含有 100 μg kinetin）促進了花芽分化，顯示 CKs 可能與荔枝成花調控有關(Chen, 1991)。CKs 在葉片表現多寡中似乎預示著植株開花情形是否良好：在具隔年結果的「仙進奉」(‘Xianjinfeng’)荔枝中，大年(on-year)株葉片中的 CKs 如 tZR、iPR 濃度以及 *LcFT1* 的表現量顯較小年(off-year)株高，而對小年株施用 40 mg/kg 6-BA 則可改善荔枝開花情形(Xie et al., 2025)。CKs 反應轉錄因子 *LcARR11* 會正向調控 *LcFT1* 以及玉米素(zeatin)合成途徑中的 *LcIPT3* 表現，意味著來自 CKs 的正回饋強化了成花調控(Xie et al., 2025)。

從分子機制轉換至園藝應用

邱(2019)研究於 20/15℃或 15/13℃控制 *LcFT1* 在「黑葉」荔枝成熟葉片中的表現量與積溫值呈顯著的二次曲線關係，暗示積溫或可反應生理層面的成花調控。從機器學習的結果也支持溫度是荔枝開花的關鍵因子，在衡量枝梢成熟到花穗萌發的成花誘導區間(duration of flower induction, DFI)中，10 個重要特徵中有 7 個與溫度相關，其他分別

是成熟時間、樹齡與大氣溫度(Su et al., 2023)。綜此，Chang et al. (2025)以農業試驗所嘉義分所 2 個荔枝園小區 6 年度的物候調查資料建立 DFI 資料組，以 beta 方程式轉換日均溫（日高溫與日低溫平均值）作爲積溫參數推算「玉荷包」荔枝的涼溫誘導最適溫度爲 19.8℃，當日均溫高過 21.9℃時將無助於涼溫訊息累積。而這些模擬結果，將有助於對氣候變遷影響評估以及栽培管理決策所用。

參考文獻

邱亭瑋。2019。從誘導低溫量與益收生長素施用探討荔枝花序形成與開花。碩士論文，國立臺灣大學。

黃弼臣、翁愼微。1978。荔枝樹晚發新梢處理對增進結果之效果第一報。中國園藝 24: 121-126。

Batten, D. J. and McConchie, C. A. 1995. Floral induction in growing buds of lychee (Litchi chinensis) and mango (Mangifera indica). Aust. J. Plant Physiol. 22: 783-791.

Chang, J., L., Tang, C. C. Chen, Y. T. Zhang, Y. T., and C. L. Chen. 2025. Prediction of inflorescence emergence in 'Yu Her Pau' litchi under climate change using an optimised model. Food Energy Secur. 14:e70032.

Chen, W. S. 1990. Endogenous growth substances in xylem and shoot tip diffusate of lychee in relation to flowering. HortScience 25: 314-315.

Chen, W. S. 1991. Changes in cytokinins before and during early flower bud differentiation in lychee (Litchi chinensis Sonn.). Plant Physiol. 96: 1203-1206.

Chen, W. S. and Ku, M. L. 1988. Ethephon and kinetin reduce shoot length and increase flower bud formation in lychee. HortScience 23: 1078-1078.

Cronje, R. B., Hajari, E., Jonker, A., Ratlapane, I. M., Huang, X., Theron, K. I., and Hoffman, E. W. 2022. Foliar application of ethephon induces bud dormancy and affects gene expression of dormancy-and flowering-related genes in ‘Mauritius’ litchi (*Litchi chinensis* Sonn.). J. Plant Physiol. 276: 153768.

Ding, F., Zhang, S., Chen, H., Su, Z., Zhang, R., Xiao, Q., and Li, H. 2015. Promoter difference of *LcFT1* is a leading cause of natural variation of flowering timing in different litchi cultivars (*Litchi chinensis* Sonn.). Plant Sci. 241: 128-137.

Ding, F., Zhang, S., Chen, H., Peng, H., Lu, J., He, X., and Pan, J. 2018. Functional analysis of a homologue of the *FLORICAULA/LEAFY* gene in litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) revealing its significance in early flowering process. Genes Genom. 40: 1259-1267.

Domir, S. C. and Foy, C. L. 1978. A study of ethylene and CO_2 evolution from ethephon in tobacco. Pestic. Biochem. Physiol. 9: 1-8.

Gui, Q., Wei, J., Wu, Z., Mo, X., Qing, H., Shi, Y., Guo, H., Sheng, J., Ding, F., and Zhang, S. 2025. Litchi LcAP1-1 and LcAP1-2 exhibit different roles in flowering time. Plants 14: 2697.

Hu, G., Feng, J., Xiang, X., Wang, J., Salojärvi, J., Liu, C., Wu, Z., Zhang, J., Liang, X., Jiang, Z., Liu, W., Ou, L., Li, J., Fan, G., Mai, Y., Chen, C., Zhang, X., Zheng, J., Zhang, Y., Peng, H., Yao, L., Wai., C. M., Luo, X., Fu, J., Tang, H., Lan, T., Lai, B., Sun, J., Wei, Y., Li, H., Chang, J., Huang, X., Yan, Q., Liu, X., McHale, L. K., Rolling, W., Guyot, R., Sankoff, D., Zheng, C., Albert, V. A., Ming, R., Chen, H., Xia, R., and Li, J. 2022. Two divergent haplotypes from a highly heterozygous lychee genome suggest independent domestication events for early and late-maturing cultivars. Nat. Genet. 54: 73-83.

Hu, J., Kim, H. J., Chen, H., and Zhou, B. 2018. Litchi flowering is regulated by expression of short vegetative phase genes. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 143: 101-109.

Huang, X. M. and Chen, H. B. 2014. Studies on shoot, flower and fruit development in litchi and strategies for improved litchi production. Acta Hort. 1029: 127-136.

Huang, X., Liu, H., Wu, F., Wei, W., Zeng, Z., Xu, J., Chen, C., Hao, Y., Xia, R., and Liu, Y. 2024. Diversification of *FT*-like genes in the PEBP family contributes to the variation of flowering traits in Sapindaceae species. Mol. Hortic. 4: 28.

Ma, M. M., Zhang, H. F., Tian, Q., Wang, H. C., Zhang, F. Y., Tian, X., Zeng, R. F., and Huang, X. M. 2024. MIKC type MADS-box transcription factor LcSVP2 is involved in dormancy regulation of the terminal buds in evergreen perennial litchi (*Litchi chinensis* Sonn.). Hortic. Res. 11: uhae150.

Mustard, M. J. and Lynch, S. J. 1959. Notes on lychee panicle development. Proc. Fla. State Hort. Soc. 72: 324-327.

Nakata, S., and Watanabe, Y. 1966. Effects of photoperiod and night temperature on the flowering of *Litchi chinensis*. Bot. Gaz. 127: 146-152.

O’Hare, T. J. 2002. Interaction of temperature and vegetative flush maturity influences shoot structure and development of lychee (*Litchi chinensis* Sonn.). Sci. Hortic. 95: 203-211.

Pan, X., Lu, X., Huang, L., Hu, Z., Zhuo, M., Ji, Y., Lin, B., Luo, J., Lü, P., Zhou, B., and Zhou, B. 2025. Histone modification H3K27me3 is essential during chilling-induced flowering in Litchi chinensis. Plant

Physiol. 197: kiae619.
Papademetriou, M. K. and Dent, F. J. (Eds.). 2002. *Lychee production in the Asia-Pacific region*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Regional Office for Asia and the Pacific.
Pin, P. A., and Nilsson, O. 2012. The multifaceted roles of FLOWERING LOCUS T in plant development. Plant Cell Environ. 35: 1742-1755.
Shi, Y., Zhang, S., Gui, Q., Qing, H., Li, M., Yi, C., Guo, H., Chen, H., Xu, J., and Ding, F. 2024. The *SOC1* gene plays an important role in regulating litchi flowering time. Genomics, 116(2), 110804.
Su, Z., Liu, L., Li, Y., and Chen, H. 2023. Predicting flower induction of litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) with machine learning techniques. Comput. Electron. Agric. 205: 107572.
Tian, X., Zhong, Z. Q., Qi, Y., Ma, M. M., Yang, M. C., Li, D. C., Zhang, F. Y., Wang, H. C., Shen, J. Y., Zeng, R. F., and Huang, X. M. 2025. Two aquaporins, LcPIP1; 4 and LcPIP1; 4a, cooperatively regulate the onset of dormancy of the terminal buds in evergreen perennial litchi (*Litchi chinensis* Sonn.). Hortic. Res. 12: uhaf122.
Xie, X., Zhang, H., Kong, Z., Qian, D., Liu, X., Zhao, M., and Li, J. 2025. Cytokinin response factor LcARR11 promotes floral bud physiological differentiation by activating *LcIPT3* and *LcFT1* in litchi. Hortic. Res. 12: uhaf218.
Ying, Z. and T.L. Davenport. 2004. Leaves required for floral induction of lychee. Plant Growth Regulat. Soc. Am. 32:132-137.
Zhao, L., Wang, K., Wang, K., Zhu, J., and Hu, Z. 2020. Nutrient components, health benefits, and safety of litchi (*Litchi chinensis* Sonn.): A review. Compr. Rev. Food Sci. Food Saf. 19: 2139-2163

Unlocking the flowering mechanisms of litchi

JenYu Chang[1,*] and Ting-Wei Chiu[2]

1 Associate Researcher, Agricultural Chemistry Division, Taiwan Agricultural Research Institute, Ministry of Agriculture; jychang@tari.gov.tw
2 Assistant Researcher, Floral Industry Innovation Center, Ministry of Agriculture; twchiu@fiic.gov.tw
* Correspondence: jychang@tari.gov.tw

Abstract

Litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) is a subtropical fruit tree whose flowering is typically regulated by low temperature, and the domestication history and the emergence of cultivars with different maturity types reflect a close association between genetic background and environmental adaptation. Previous studies have shown that litchi flowering depends on cool winter temperatures and that both shoot maturation and chill accumulation jointly determine successful panicle formation. At the molecular level, *LcFT1* expressed in mature leaves is a key factor in low-temperature-induced floral transition, and variation in its promoter sequence, together with repression by *LcSVP9*, helps explain cultivar differences in chilling sensitivity. *LcFT1* further promotes floral transition in the shoot apex through *LcSOC1*, *LcLFY*, and *LcAP1-2*, whereas bud dormancy is maintained by a dehydration-related regulatory module involving *LcSVP2* and *LcSMOS1*. Plant hormones are also involved: abscisic acid and ethylene participate in bud dormancy regulation, while cytokinins promote floral bud differentiation and influence alternate bearing in litchi. Finally, studies using machine learning and the duration of flower induction indicate that temperature remains the central environmental factor governing litchi flowering, and that the resulting temperature accumulation models and simulations provide an important basis for assessing climate change impacts and orchard management decisions.

Keywords: chilling requirement, *LcFT1*, floral induction, plant hormone, plant growth regulator